

УДК 581.824.2:630*181.43

АНАТОМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЛУБА СТВОЛА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОСЛЕ ЛЕСНОГО ПОЖАРА

© 2015 г. В. В. Стасова¹, О. Н. Зубарева², Г. А. Иванова¹

¹Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

²Сибирский государственный технологический университет
660049, Красноярск, просп. Мира, 82

E-mail: roman@akadem.ru, zon@ksc.krasn.ru, gaivanova@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 22.07.2014 г.

Изучены изменения в анатомическом строении флоэмных тканей деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) при низовых пожарах различной интенсивности в районе Нижнего Приангарья Красноярского края. В качестве модельных выбраны деревья с зеленой кроной и различной величиной повреждения комля. Контролем служили деревья из насаждений, прилегающих к экспериментальным участкам. У деревьев с экспериментальных участков в лубе ствола со стороны, не имеющей нагара или огневых ран, обнаружены изменения толщины луба, количества годичных слоев флоэмы между камбием и перидермой и клеток в проводящей части флоэмы. Выявлены отклонения в структуре флоэмной ткани: нарушение упорядоченного расположения ситовидных клеток, расширение флоэмных лучей, разрастание смоляных ходов и появление крупных смолеместилец. В лубе отмечено накопление лигнина, на границе проводящей и непроводящей флоэмы – большого количества каллозы. С течением времени происходили процессы репарации тканей, восстанавливались структура луба и его нормальный химический состав (без лигнина). При пожаре низкой интенсивности наибольшие отличия количественных характеристик луба сосны от контроля выявлены у деревьев с обгаром коры комля, причем эти тенденции сохранялись спустя 8 лет после пожара. После пожара высокой интенсивности в первые годы отмечалась тенденция к увеличению толщины луба при образовании одной огневой раны на дереве и к уменьшению – при сильном повреждении ствола. Также выявилась тенденция к уменьшению числа годичных слоев флоэмы в лубе с увеличением степени повреждения ствола, а также количества клеток в проводящей флоэме и частоты лучей, при этом содержание в лубе осевой паренхимы увеличивалось. Спустя 8 лет после пожара эти тенденции во многих случаях не выявлены.

Ключевые слова: сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), лесные пожары, флоэма, лучевая и тяжёлая паренхима, смоляные ходы, лигнин, каллоза, Нижнее Приангарье, Красноярский край.

ВВЕДЕНИЕ

Лесные пожары – один из природных и одновременно антропогенных факторов влияния на окружающую среду. Ежегодно огнем поражаются тысячи гектаров леса. Вопрос устойчивости древесных пород (в частности хвойных) к повреждению лесными пожарами имеет большое лесохозяйственное значение. Для всех видов хвойных 100%-й опал кроны смертелен. При низовых пожарах огневые повреждения деревьев проявля-

ются в виде опалов коры и поражения камбия под ними. Наружный опал часто свидетельствует и о повреждении камбия с образованием так называемой пожарной подсушины (Мелехов, 1948). Реакция дерева на огневое воздействие зависит от его положения в древостое и индивидуальных особенностей, в частности диаметра ствола и толщины коры (Евдокименко, 1974; Фуряев и др., 1976). Выжившие деревья, ослабленные огнем, повреждаются вредителями и усыхают (Исаев, Гирс, 1975).

Наибольшее повреждение во время пожаров получают живые ткани прикамбиальной зоны стволов, непосредственно подвергшихся действию огня (Санников, 1973). В то же время даже при весьма интенсивном горении прикамбиальные ткани по периметру ствола прогреваются в различной степени и нередко повреждение деревьев ограничивается локальными подсушинами (Фуряев и др., 1976). Для растительных клеток опасно не только кратковременное воздействие летальных температур, обуславливающих мгновенную коагуляцию белка, но и длительное действие так называемых сублетальных температур, вызывающих нарушение обмена веществ и физиологическое ослабление деревьев (Гирс, Исаев, 1968; Гирс, 1982; Michaletz et al., 2012). При повышении температуры луба и камбиальной зоны наблюдается гибель части клеток, что приводит к нарушению их упорядоченного расположения (Dickinson et al., 2004; Michaletz, Johnson, 2007).

Особенности роста и строения тканей стволов деревьев, переживших лесной пожар, были предметом изучения многих исследователей (Гирс, 1982; Smith, Sutherland, 2006 и др.). Основное внимание при этом уделялось ксилемной части, поскольку древесина представляет собой хозяйственно ценную часть дерева. Флоэмная же часть (кора) рассматривалась значительно реже, хотя именно эта ткань получает первичный температурный шок.

В 2002–2007 гг. в рамках российско-американского проекта проведена серия экспериментов по моделированию поведения лесных пожаров в сосновых и смешанных сосново-лиственничных насаждениях Нижнего

Приангарья Красноярского края. Был заложен долговременный эксперимент по изучению воздействия пожаров на отдельные компоненты экосистемы (Иванова, 2012). Цель данной работы – изучение изменений в анатомическом строении флоэмных тканей у деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) с разной степенью повреждения комля при лесном пожаре.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в районе Нижнего Приангарья Красноярского края. В качестве объектов исследования выбрали 4 экспериментальных участка: 2 в сосновых насаждениях (58°42' с. ш. и 98°25' в. д.) – Говорково 1 (1Г), Говорково 2 (2Г) и 2 в смешанных сосново-лиственничных (58°35' с. ш. и 98°55' в. д.) – Невонка 2 (2Н) и Невонка 5 (5Н). Лесоводственно-таксационная характеристика насаждений экспериментальных участков приведена в табл. 1.

Эксперимент представлял собой контролируемое выжигание, при котором кромка горения распространялась по ветру. На экспериментальных участках развились низовые пожары различной интенсивности, характеристика которых представлена в табл. 2.

Необходимо отметить, что на участке 2Г в сосняке лишайниково-зеленомошном развился низовой пожар высокой интенсивности с выходом огня в кроны деревьев.

На экспериментальных участках, пройденных пожарами, выбраны модельные деревья сосны обыкновенной с зеленой кроной и различной величиной повреждения комля:

Таблица 1. Лесоводственно-таксационная характеристика насаждений на экспериментальных участках

Номер участка	Тип леса	Состав древостоя, возраст, лет	Д _{ср.} см	Н _{ср.} м	Полнота	Подрост, тыс. экз./га
<i>Сосняки</i>						
1Г	Лишайниково-зеленомошный	10С (90)	24.0	18.5	0.9	30.6
2Г	>>	10С (90)	26.1	22.0	0.7	20.4
<i>Лиственничники</i>						
2Н	Разнотравно-зеленомошный	I 5Лц5С (110)	26.0	26.0	0.7	20.8
		II 5Б2П2С1Ос ед. Е, К (40)	18.0	18.0		
5Н	>>	I 5Лц5С+Ос (150)	36.0	26.0	1.0	8.2
		II 3С3Е2П1Лц1Б+К (40)	16.0	18.0		

Таблица 2. Характеристика поведения низового пожара на экспериментальных участках

Номер участка	Дата эксперимента	Интенсивность пожара	Интенсивность кромки фронта пожара, кВт/м	Скорость распространения, м/мин	Глубина прогорания подстилки, см
<i>Сосняки</i>					
1Г	18.06.2002	Средняя	3195	3.0–5.9	5.6±0.2
2Г	19.06.2002	Высокая	4876	7.3	6.6±0.2
<i>Лиственничники</i>					
2Н	23.07.2006	Высокая	4190	6.0	4.2±0.2
5Н	15.07.2007	Низкая	1753	1.0–2.9	1.7±0.1

Примечание. Интенсивность пожара приведена по классификации D. J. McRae et al. (2006).

1) с обгаром коры комля до 1/3 окружности без повреждения тканей ствола («обгар коры»); 2) с повреждением коры и древесины у комля от 1/3 до 1/2 окружности ствола («одна подсушина»); 3) с повреждением коры и древесины у комля более чем на 1/2 окружности ствола («две подсушины»). В качестве контроля служили деревья из насаждений, прилегавших к экспериментальным участкам и не подвергшихся воздействию огня. В каждой категории выбрали от 2 до 4 деревьев, возраст которых 90–100 лет и средний диаметр 28–32 см.

Обследование экспериментальных участков проводили в 2009–2010 гг., т. е. на участках 2Н и 5Н – через 3 года после пожара и на участках 1Г и 2Г – через 8 лет. Для изучения анатомического строения проводящих тканей ствола у модельных и контрольных деревьев взяли образцы луба. Для этого из ствола со стороны, не имеющей нагара, на высоте 1.3 м вырезали квадрат (размером 4×4 см) тканей до древесины, отделяли луб от корки и помещали его во флакон с фиксатором, плотно закрывали и сохраняли до анализа. В качестве фиксатора использовали 4%-й водный раствор формалина (Паушева, 1974).

На поперечных срезах луба, окрашенных водным раствором метиленового синего, отмечали морфологические изменения структуры ткани. Оценка анатомических характеристик включала: измерение толщины луба, подсчет количества годичных слоев флоэмы от камбия до перидермы и клеток в радиальном ряду в последних годичных приростах флоэмы, определение частоты расположения флоэмных лучей и процентного содержания тяжелой паренхимы в трех последних годич-

ных приростах флоэмы. Количество клеток в годичном слое флоэмы подсчитывали в 10 радиальных рядах, остальные параметры измеряли в 3–5-кратной повторности. Частоту встречаемости флоэмных лучей определяли как количество лучей на 1 мм линейки, располагаемой перпендикулярно лучам на поперечном срезе (Яценко-Хмелевский, 1954, с. 118). Долю паренхимы в процентах от объема флоэмной ткани в трех прилежащих к камбию годичных приростах флоэмы определяли методом линий, рекомендуемым А. А. Яценко-Хмелевским для определения удельного объема слагающих древесину тканей (1954, с. 119–124). Измерения проводили с использованием светового микроскопа МБИ-15 и окуляр-микрометра. Микрофотографии получали с помощью цифровой камеры DCM-900 и программы Score Photo. Статистическая обработка результатов проведена в программе Microsoft Excel.

Для оценки проявления защитных реакций проводили гистохимические пробы на присутствие в ткани лигнина и каллозы. Наличие лигнина в лубе определяли по реакции Визнера с флороглюцином в сильноокислой среде. Дополнительно на срезах выявляли распределение каллозы, используя 1%-й водный раствор анилинового голубого (анилин блау) (Дженсен, 1965; Барыкина, 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Строение луба деревьев сосны с контрольных участков, не пройденных пожаром, характеризуется регулярным расположением клеток. Ситовидные клетки располагаются радиальными рядами, годичная слоистость

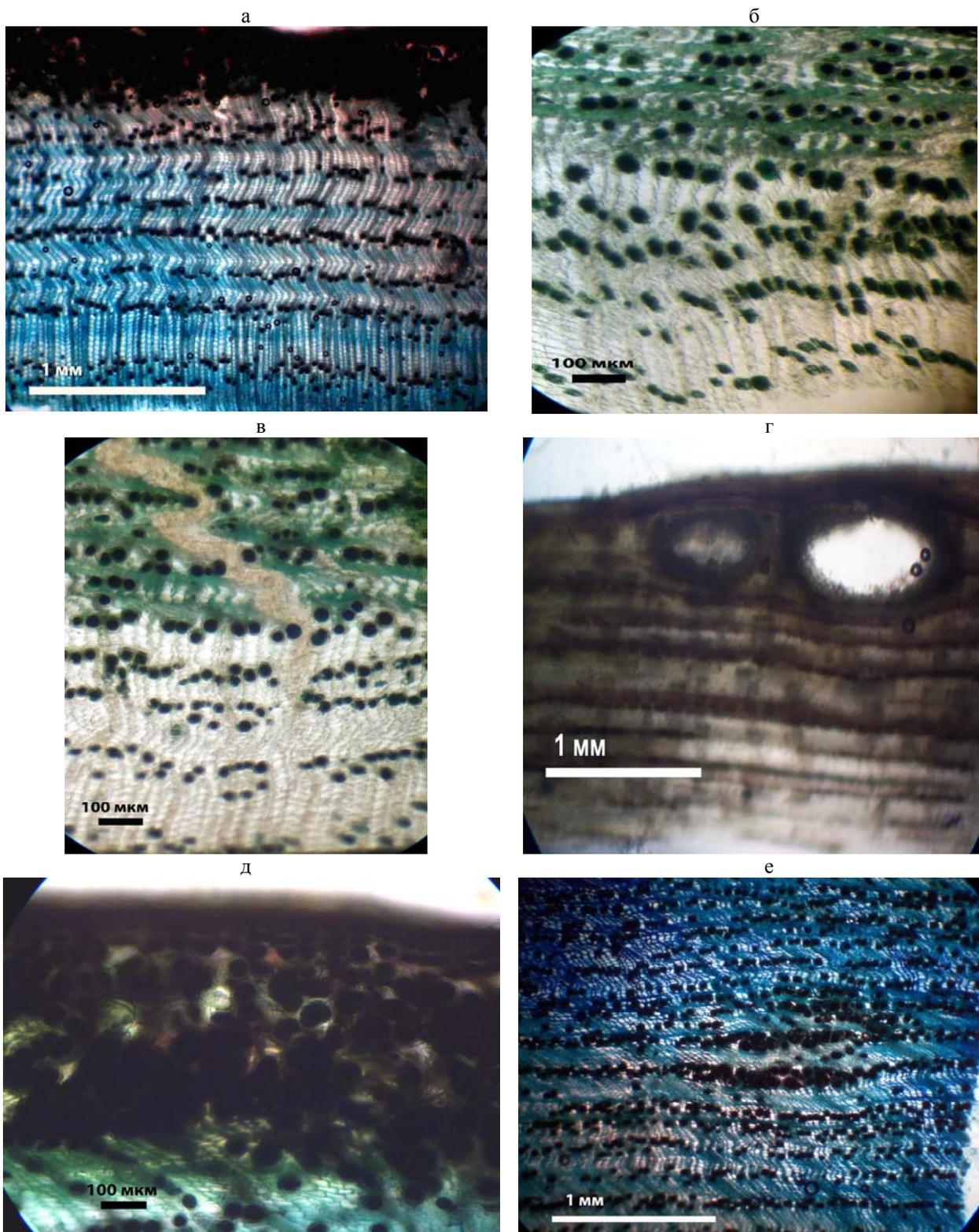


Рис. 1. Особенности структуры, выявленные на поперечных срезах луба в норме (а) и при тепловом воздействии (б–е): б – крупные таниноносные клетки и нарушение расположения клеток радиальными рядами, в – расширенный луч и сплюснутые ситовидные клетки, г – смоляные карманы, д – раневая перидерма, е – участок с крупной таниноносной паренхимой в форме «линзы».

выражена нечетко, но различимо. На границе ранней и поздней части каждого годичного прироста располагается слой тяжевой (вер-

тикальной или осевой) паренхимы, клетки которой имеют темноокрашенное содержимое из-за присутствия в нем большого коли-

чества танинов и других веществ фенольной природы. Флоэмные лучи не расширены или расширены в небольшой степени и могут содержать смоляные ходы (рис. 1, а). Структура луба контрольных деревьев соответствует типичной, описанной в работах

многих авторов (Еремин, 1978; Эзау, 1980; Лотова, 1987; Новицкая и др., 1999).

Тепловое воздействие на ткани ствола при прохождении пожара вызвало значительные изменения структуры луба: расширение флоэмных лучей, образование в их составе смо-

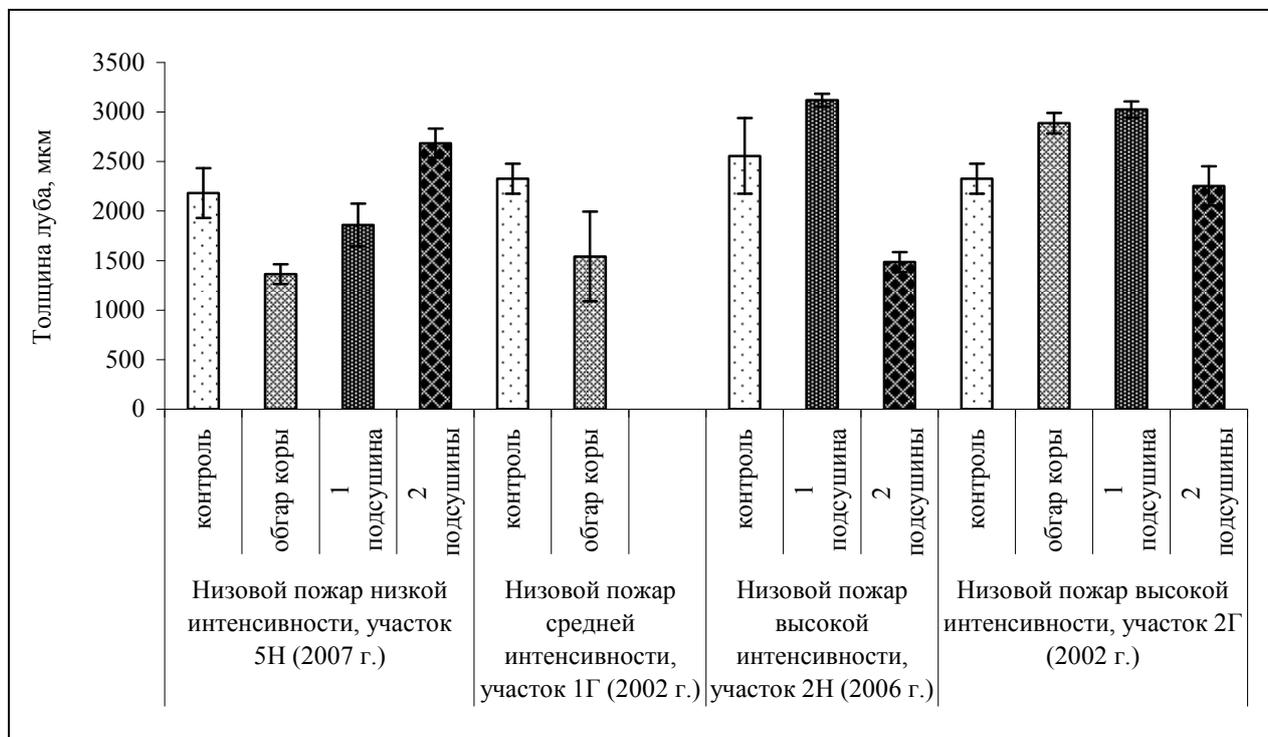


Рис. 2. Толщина луба у деревьев сосны обыкновенной с разной степенью повреждения комля.

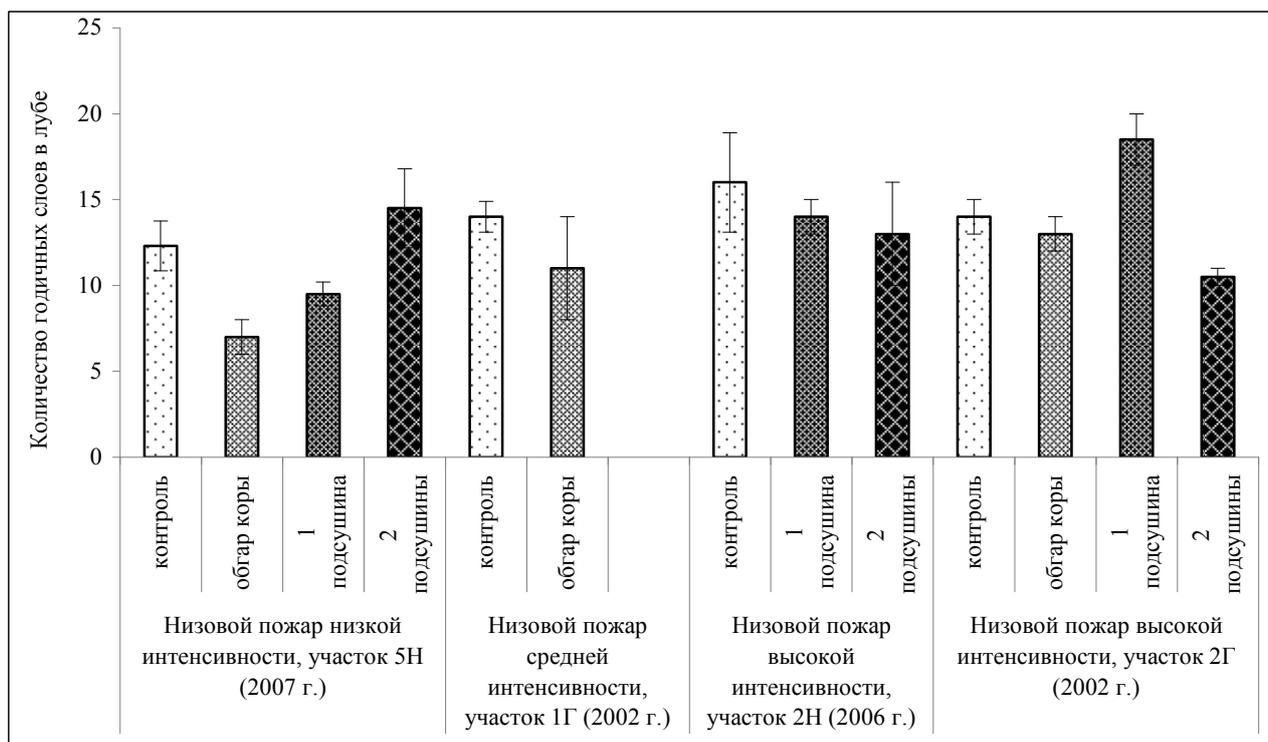


Рис. 3. Количество годичных слоев в лубе сосны обыкновенной с разной степенью повреждения комля.

ляных ходов и даже смоляных карманов (крупных смолеместилищ), нарушение упорядоченного расположения клеток. В случае особенно сильного повреждения наблюдается некроз флоэмы с образованием раневой перидермы (рис. 1, б–е).

Повреждение ствола огнем вызывает значительную изменчивость количественных характеристик луба. Толщина луба у деревьев с обгаром коры ствола при низовом пожаре низкой интенсивности (участок 5Н) оказалась меньше, чем у контрольных неповрежденных деревьев (рис. 2). Такая же тенденция обнаружена и у деревьев с обгаром коры спустя 8 лет после пожара средней интенсивности (участок 1Г). У деревьев с сильным повреждением ствола (2 пожарные подсушины) через 3 года после низового пожара (участок 5Н) отмечены наибольшие значения толщины луба.

В первые годы после пожара высокой интенсивности отмечалась тенденция к увеличению толщины луба при образовании одной огневой раны на дереве и резкому уменьшению – при сильном повреждении ствола (участок 2Н). С течением времени такое отличие от контроля в толщине луба сохраня-

лось у деревьев с обгаром коры и одной пожарной подсушиной на стволе и почти исчезало в случае сильного повреждения ствола (участок 2Г).

При определении количества годичных слоев флоэмы в лубе после пожаров низкой и средней интенсивности выявлены тенденции, аналогичные изменениям толщины луба у модельных деревьев (участки 5Н и 1Г) (рис. 3). После пожара высокой интенсивности число годичных слоев флоэмы между перидермой и камбием, как правило, уменьшалось с увеличением степени повреждения ствола (участки 2Г и 2Н).

Можно предположить, что уменьшение толщины луба связано с изменением толщины периферических годичных слоев флоэмы (образовавшихся до пожара) из-за их заметного сплющивания (рис. 1, б, д). Кроме того, это может быть обусловлено формированием новой перидермы, расположенной ближе к камбию и отделяющей сильно пораженные ткани. На такую возможность указывает тенденция к снижению количества годичных слоев флоэмы в лубе сосен после пожаров.

Подсчет количества клеток в последнем прилежащем к камбию годичном слое фло-

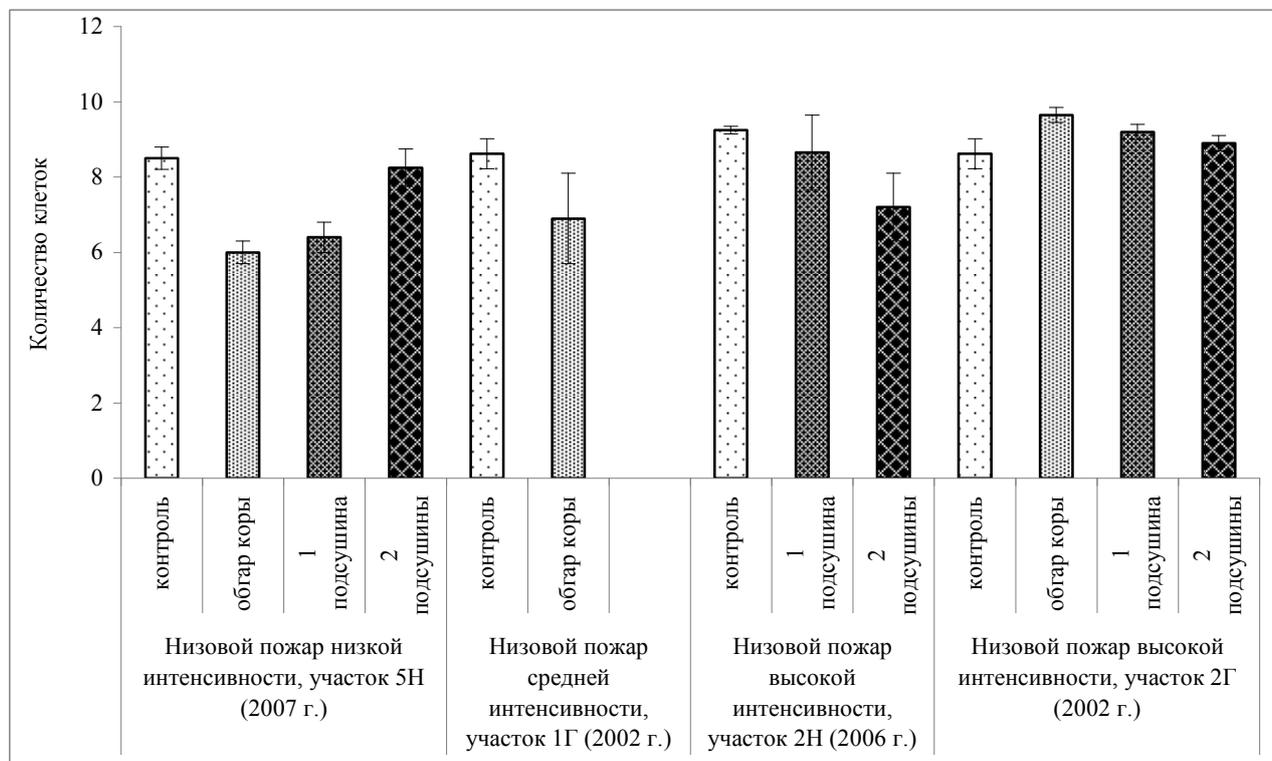


Рис. 4. Количество клеток в последнем годичном слое флоэмы у деревьев сосны обыкновенной с разной степенью повреждения комля.

эмы показал, что огневое повреждение деревьев вызывало снижение числа клеток в этом слое (рис. 4).

При пожаре низкой и средней интенсивности наибольший эффект отмечен при наименьших внешних повреждениях ствола (об-

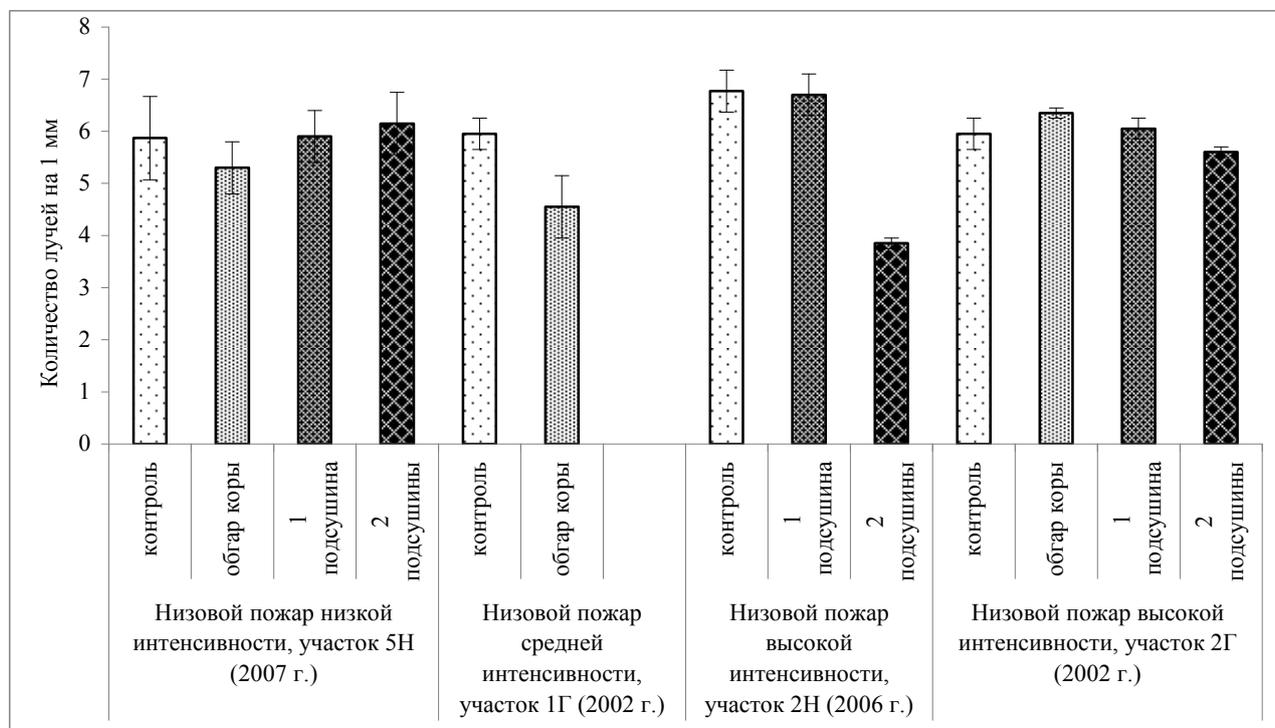


Рис. 5. Частота лучей в последних трех годичных слоях флоэмы у деревьев сосны обыкновенной с разной степенью повреждения комля.

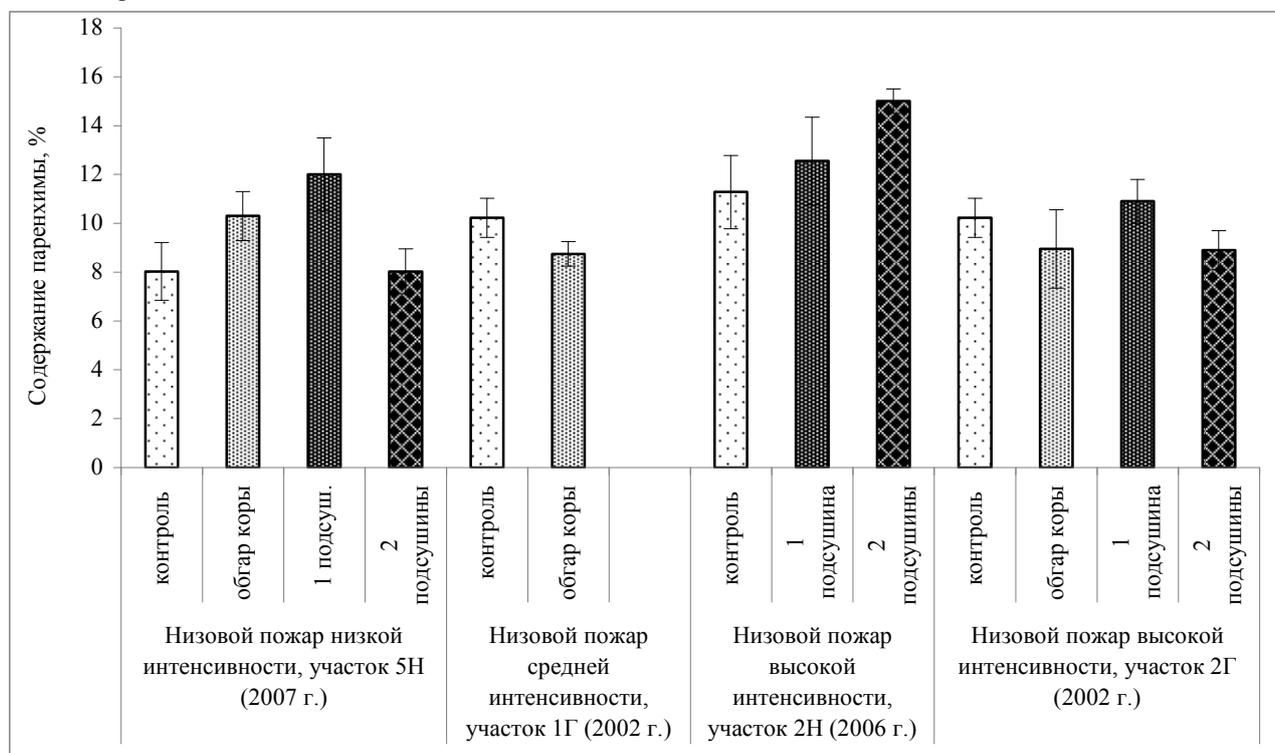


Рис. 6. Содержание паренхимы в лубе сосны обыкновенной у деревьев сосны обыкновенной с разной степенью повреждения комля.

гар коры). Тенденция к уменьшению количества клеток в последнем годичном слое флоэмы отмечалась у деревьев с таким типом повреждения комля и через 8 лет после пожара. При образовании одной или двух огневых ран на стволе количество клеток в годичном приросте флоэмы, напротив, проявляет тенденцию к увеличению (участок 5Н). Возможно, это связано с резким уменьшением объема проводящих тканей из-за повреждения большей части окружности камбия в комлевой части, притока сахаров в оставшуюся часть проводящей флоэмы, индуцирующих камбиальные деления в сторону флоэмы (Wetmore, Rier, 1963). На накопление значительного количества углеводов и повышение физиологической нагрузки после частичного выключения флоэмы из транспорта ассимилятов вследствие локального ожога луба в нижней части ствола сосны указывала Г. И. Гирс (1982).

При пожаре высокой интенсивности через 3 года (участок 2Н) отмечено уменьшение количества клеток с увеличением степени повреждения ствола. У деревьев, обследованных через 8 лет после пожара (участок 2Г), такая тенденция не выявлялась и число клеток не отличалось от контроля. Частота флоэмных лучей у модельных деревьев с экспериментальных участков изменяется, отражая индивидуальные особенности деревьев и различия в степени их повреждения (рис. 5).

После низовых пожаров низкой и средней интенсивности отмечена тенденция к уменьшению частоты лучей в прикамбиальных слоях флоэмы деревьев с обгаром коры. У деревьев с пожарными подсушинами этот показатель близок к контролю (участок 5Н). Действие пожара высокой интенсивности вызывало резкое снижение частоты лучей у деревьев с наиболее сильными внешними повреждениями (две подсушины, участок 2Н). Спустя 8 лет после пожара частота лучей у деревьев восстанавливалась и не отличалась от контроля (участок 2Г).

Содержание тяжелой паренхимы определяли в трех годичных слоях флоэмы, примыкающих к камбиальной зоне (рис. 6).

После пожара низкой интенсивности (участок 5Н) деревья с обгаром коры и одной подсушиной реагировали увеличением паренхиматизации луба. При более сильных внешних повреждениях заметной реакции по сравнению с контролем не выявлено. Через 8 лет после пожара (участок 1Г) отличия от контроля оказались незначительными. После пожара высокой интенсивности у модельных деревьев отмечено увеличение содержания танниноносной паренхимы во флоэме (участок 2Н). Спустя 8 лет после пожара (участок 2Г) содержание паренхимы достоверно различалось у деревьев с разной степенью повреждения комля и структура флоэмы восстанавливалась.

В норме таннино- и кристаллоносная тяжелая паренхима присутствует в лубе сосен в виде рыхлых тангентальных полос, как правило, по одной на годичный слой, хотя количество полос паренхимы может и не совпадать с количеством годичных слоев флоэмы (Murmanis, Sach, 1969; Evert, 1977). Клетки тяжелой паренхимы могут накапливать пластические (крахмал) или защитные (фенольные и смолистые) вещества, а также содержать кристаллы оксалата кальция (Лотова, 1987). Вероятно, возрастание содержания танниноносной паренхимы является проявлением защитной реакции дерева на тепловое повреждение. Вещества фенольной природы, содержащиеся в клетках осевой паренхимы, участвуют в защите ослабленных пожаром деревьев от повреждения вредителями и болезнями (Berryman, 1988).

Гистохимическая проба на лигнин с флороглюцином показала присутствие этого вещества в клеточных стенках ситовидных элементов во всех образцах луба (рис. 7). Данная реакция возникает в тканях луба от перидермы вплоть до камбиальной зоны в послепожарный период. В дальнейшем происходит репарация тканей, если камбиальная зона не была летально повреждена. В последующие вегетационные периоды формируются восстановленная структура луба и его нормальный химический состав (без лигнина). Появление лигнина в ситовидных клетках отражает защитную функцию флоэмы в

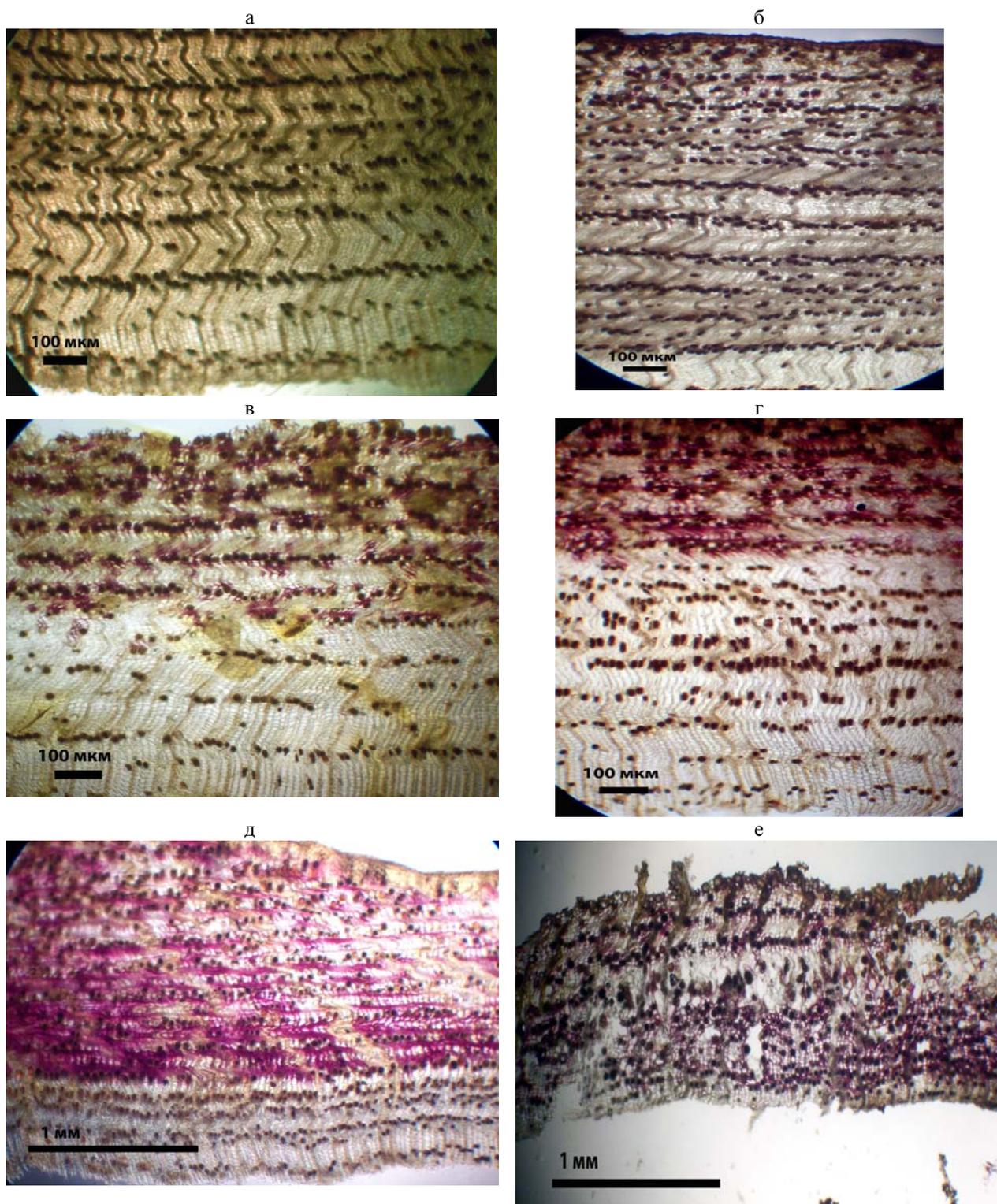


Рис. 7. Количество лигнина (малиновая окраска) на поперечных срезах луба сосны обыкновенной в норме (а) и при тепловом воздействии (б–е): а – отсутствует, б – мало, в – немного, г – среднее количество, д – много, е – мертвая лигнифицированная флоэма.

ответ на тепловое воздействие низового пожара. Следует отметить, что возможна датировка пожарного повреждения ствола по состоянию тканей и наличию лигнина в обо-

лочках ситовидных клеток в определенных годичных приростах луба.

Последствия пожара сказываются на состоянии тканей луба, образовавшихся спустя

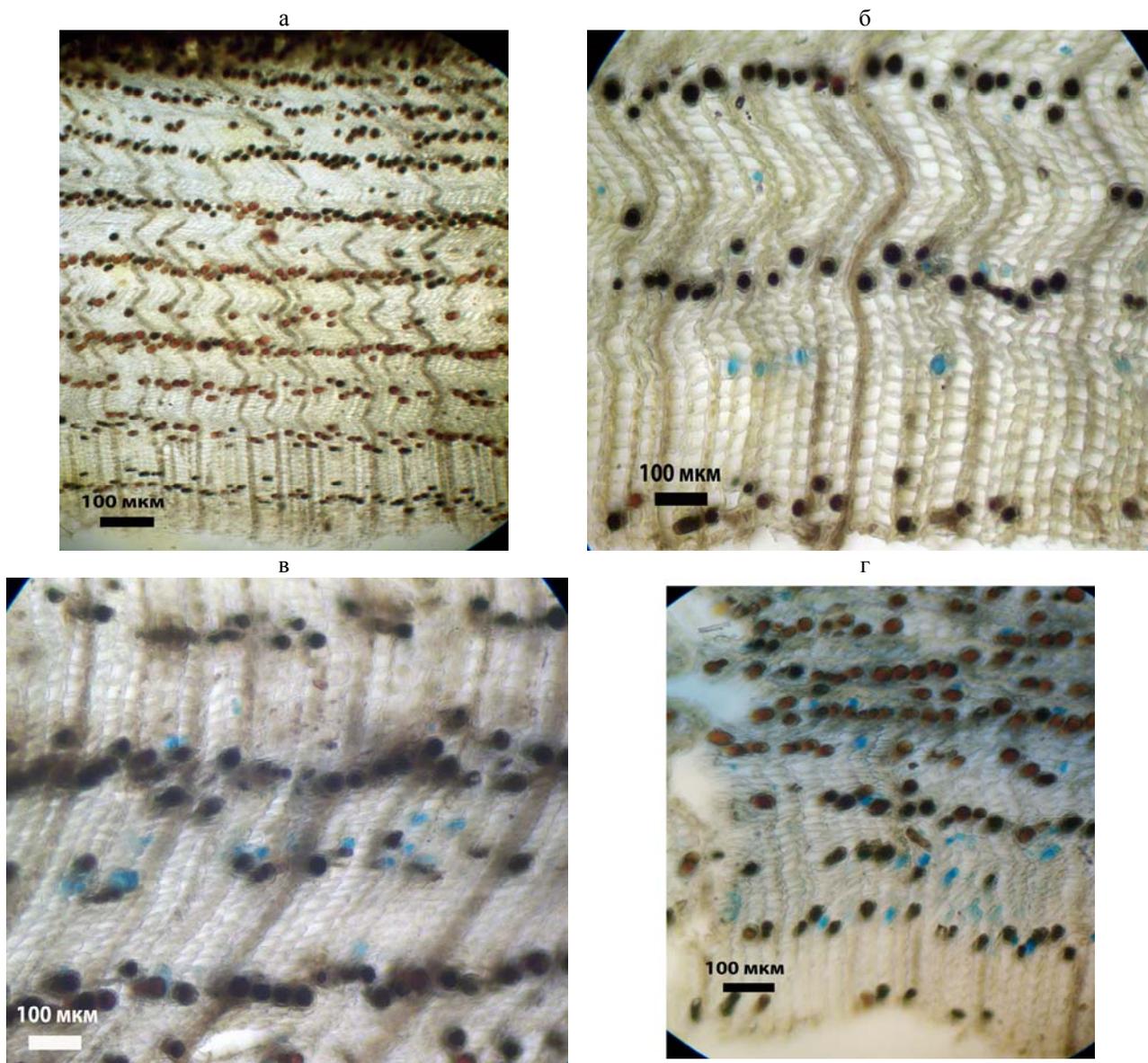


Рис. 8. Количество каллозы (голубая окраска) на поперечных срезах луба сосны в норме (а) и при тепловом воздействии (б–г): а – типичное распределение, б – мало, в – среднее количество, г – много.

значительное время после теплового воздействия. В отличие от контрольных деревьев луб поврежденных стволов содержит большее количество каллозы в зоне флоэмы, переходной от проводящей к непроводящей (рис. 8).

Это свидетельствует о том, что даже спустя 3–8 лет после пожара процессы репарации не закончены. Каллоза, как известно, откладываясь на ситовидных пластинках, блокирует поток веществ по ситовидным клеткам. Данная реакция развивается очень быстро в ответ на повреждение (Гамалей, 1981а, б). По-видимому, необходимость в ограничении радиального центробежного транспорта со-

храняется на протяжении нескольких лет после повреждения тканей пожаром. Возможно, это является дополнительной (кроме лигнификации луба) защитной реакцией ослабленных деревьев против вторжения вредителей и болезней.

При изучении влияния пожаров на прирост древесины сосны И. С. Мелехов (1948) показал, что послепожарные изменения могут проявляться как увеличением, так и уменьшением прироста. Торможение роста – одна из первых реакций растений на тепловое повреждение. Прекращение роста в стрессовых условиях – защитная реакция, связанная с необходимостью использования

энергии дыхания в первую очередь на поддержание поврежденных клеток в активном состоянии и репарационных процессов, ориентирует обмен веществ на репарационные процессы (Гирс, 1982). Но прирост деревьев заметно связан не только непосредственно с огневым ранением ствола, но и с косвенными влияниями пожара. Например, изменения могут быть связаны с минерализацией подстилки и уменьшением потребления из почвы элементов минерального питания растениями нижних ярусов (Попова, 1978; Кулагина, 1982). Можно предположить, что обгар коры у комля ствола вызывает более сильные поражения нижележащих тканей из-за более длительного прогрева и более медленного остывания тканей. Г. И. Гирс (1982) указывала, что для повреждения живых тканей ствола большее значение имеет не интенсивность воздействия, а его длительность. Кора из-за своего анатомического строения имеет низкую теплопроводность, медленно прогревается и долго сохраняет тепло. Теплоотдача нагретой коры идет как во внешнюю среду, так и в подкоровые ткани. Было высказано предположение, что доля участия теплоотдачи в тепловом повреждении луба больше, чем от идущего пламени, поскольку стволы остывают очень медленно (Гирс, 1982). При низовом пожаре низкой интенсивности кромка огня двигалась медленно (табл. 2) и тепловое воздействие на стволы, возможно, было более продолжительным, чем при пожаре высокой интенсивности, что могло бы привести к более сильному и продолжительному прогреванию тканей стволов и более серьезным тепловым повреждениям камбия при относительно небольших внешних повреждениях. Наиболее толстый луб с наибольшим количеством годичных слоев обнаружен у деревьев с сильным повреждением ствола (2 пожарные подсушины). Вероятно, это связано с тем, что поток пластических веществ от кроны направляется в узкое русло тканей, оставшихся неповрежденными. Подтверждением этого предположения может служить и увеличение количества клеток в последнем (проводящем) слое флоэмы (см. рис. 4) для обеспечения более эффективного базипетального транспорта.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Тепловое воздействие на ткани стволов сосны обыкновенной во время низового пожара вызывает изменения в жизнедеятельности клеток и, как следствие, структурные изменения тканей в целом. В лубе ствола со стороны, не имеющей нагара или огневых ран, обнаружены изменения толщины луба, количества годичных слоев флоэмы между камбием и перидермой и клеток в проводящей части флоэмы. Выявлены отклонения в структуре флоэмной ткани: нарушение упорядоченного расположения ситовидных клеток, расширение флоэмных лучей, разрастание смоляных ходов и появление крупных смолеместий. Воздействие пожара сказалось и на химическом составе луба: отмечено накопление лигнина, в норме лубу сосны не свойственного, а также большого количества каллозы на границе проводящей и непроводящей флоэмы. Ситовидные элементы, заполненные каллозой и с лигнифицированными стенками, по-видимому, препятствуют проникновению и распространению инфекций извне. С течением времени происходили процессы репарации тканей, восстанавливались структура луба и его нормальный химический состав (без лигнина).

При пожаре низкой интенсивности наибольшие отличия количественных характеристик луба сосны от контроля выявлены у деревьев с обгаром коры комля, причем эти тенденции сохранились спустя 8 лет после пожара.

После пожара высокой интенсивности в первые годы отмечена тенденция к увеличению толщины луба при образовании одной огневой раны на дереве и к уменьшению при сильном повреждении ствола. Выявлена тенденция к уменьшению числа годичных слоев флоэмы в лубе с увеличением степени повреждения ствола, а также количества клеток в проводящей флоэме и частоты лучей, при этом содержание в лубе осевой паренхимы увеличилось. Спустя 8 лет после пожара эти тенденции во многих случаях не выявлены.

Авторы признательны и благодарны студентке СибГТУ Е. И. Чернокозинской, принимавшей активное участие в подготовке

нии образцов для микроскопии, их анализе и обсуждении результатов, а также коллегам, помогавшим советами и замечаниями при подготовке рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барыкина Р. П. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: Изд-во МГУ, 2004. 312 с.
- Гамалей Ю. В. Структура и развитие клеток флоэмы. I. Ситовидные элементы // Ботан. журн. 1981а. Т. 66. № 8. С. 1081–1096.
- Гамалей Ю. В. Структура и развитие клеток флоэмы. II. Паренхимные элементы // Ботан. журн. 1981б. Т. 66. № 9. С. 1233–1244.
- Гирс Г. И. Физиология ослабленного дерева. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. 254 с.
- Гирс Г. И., Исаев А. С. Особенности физиологии лиственницы сибирской в связи с нарушением устойчивости к стволовым вредителям // Лиственница / Тр. СибТИ. 1968. Т. 3. С. 256–268.
- Дженсен У. Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965.
- Евдокименко М. Д. Жизнеспособность деревьев после низового пожара // Вопросы лесной пирологии. Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1974. С. 167–196.
- Еремин В. М. Анатомия коры видов рода *Pinus* Советского Союза // Ботан. журн. 1978. Т. 63. № 5. С. 649–663.
- Иванова Г. А. Мониторинг воздействия пожаров на компоненты экосистемы сосняков Средней Сибири // Сб. мат-лов Междунар. конф. «Дистанционные методы зондирования Земли и фотометрия, мониторинг окружающей среды, геоэкология». Новосибирск: СГГА, 2012. Т. 2. С. 72–77.
- Исаев А. С., Гирс Г. И. Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. 346 с.
- Кулагина М. А. Влияние низового пожара на биогенную миграцию элементов питания в сосняке багульниково-брусничном // Эколого-фитоценологические особенности лесов Сибири. Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1982. С. 24–37.
- Лотова Л. И. Анатомия коры хвойных. М.: Наука, 1987. 152 с.
- Мелехов И. С. Влияние пожаров на лес. М.; Л.: Гос. лесотехн. изд-во, 1948. 125 с.
- Новицкая Л. Л., Житкова Е. А., Бумагина З. Д. Ультраструктура оболочек ситовидных элементов сосны, ели, березы // Ботан. журн. 1999. Т. 88. № 5. С. 20–30.
- Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1974. 288 с.
- Попова Э. П. О продолжительности пирогенного воздействия на свойства лесных почв // Горение и пожары в лесу. Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1978. С. 185–186.
- Санников С. Н. Лесные пожары как эволюционно-экологический фактор возобновления популяций сосны в Зауралье // Горение и пожары в лесу. Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1973. С. 236–277.
- Фуряев В. В., Гирс Г. И., Фуряев Е. А. Интенсивность прогрева прикамбиальных тканей сосны обыкновенной при низовых пожарах // Лесоведение. 1976. № 1. С. 82–87.
- Эзау К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. 558 с.
- Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л.: Ин-т леса АН СССР, 1954. 337 с.
- Berryman A. Toward a united theory of plant defense *In* Mechanism of woody plant defenses against insects. Search for pattern / Eds. W. J. Mattson, J. Levieux, C. Bernard-Dagan. New-York, Berlin, Heidelberg, London, Paris, Tokyo: Springer-Verlag, 1988. P. 39–55.
- Dickinson M. B., Jolliff J., Bova A. S. Vascular cambium necrosis in forest fires: using hyperbolic temperature regimes to estimate parameters of a tissue-response model // Austral. J. Bot. 2004. V. 52. N. 6. P. 757–763.
- Evert R. F. Phloem structure and histochemistry // Ann. Rev. Plant Physiol. 1977. V. 28. P. 199–222.
- McRae D. J., Conard S. G., Ivanova G. A., Sukhinin A. I., Baker S. P., Samsonov Y. N., Blake T. W., Ivanov V. A., Ivanov A. V., Churkina T. V. Variability of fire behavior, fire effects, and emissions in Scotch pine forests of Central Siberia // Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change. 2006. V. 11(1). P. 45–74.

- Michaletz S. T., Johnson E. A.* How forest fires kill trees: A review of the fundamental biophysical processes // *Scand. J. For. Res.* 2007. V. 22. N. 6. P. 500–515.
- Michaletz S. T., Johnson E. A., Tyree M. T.* Moving beyond the cambium necrosis hypothesis of post-fire tree mortality: cavitation and deformation of xylem in forest fires // *New Phytologist.* 2012. V. 194. P. 254–263.
- Murmanis L., Sach I. B.* Seasonal development of secondary xylem in *Pinus strobus* L. // *Wood Sci. Technol.* 1969. V. 3. N. 3. P. 177–193.
- Smith K. T., Sutherland E. K.* Resistance of eastern hardwood stems to fire injury and damage // *Proc. Fire in Eastern Oak Forests: Delivering Science to Land Managers / M. Dickinson Ed. Gen. Tech. Rep. NRS-P-1.* Newtown Square, PA: USDA For. Service, North. Res. St. 2006. P. 210–217.
- Wetmore R. H., Rier J. P.* Experimental induction of vascular tissues in callus of angiosperms // *Amer. J. Bot.* 1963. V. 50. P. 410–429.

Anatomical Features of the Scots Pine Stem Phloem after Forest Fire

V. V. Stasova¹, O. N. Zubareva², G. A. Ivanova¹

¹ V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorogok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

² Siberian State Technological University

Prospect Mira, 82, Krasnoyarsk, 660049 Russian Federation

E-mail: roman@akadem.ru, zon@ksc.krasn.ru, gaivanova@ksc.krasn.ru

The aim of this work was to study changes in anatomical structure of phloem tissue in pine (*Pinus sylvestris* L.) stems influenced by creeping forest fires of various rates. The experiments were carried out in the Lower Angara river region of the Angara provenance, Krasnoyarsk Krai, Central Siberia. The trees with green crowns and different fire damaged butts were chosen as models. Control (undamaged) trees were taken from stands adjacent to experimental plots. The changes of inner bark thickness, number of phloem annual layers between cambium and periderm and number of cells in conductive phloem were found in the stem side opposite to fire scars. The structure fluctuations of phloem tissue were detected: disturbances of sieve cell arrangement, phloem ray enlargements, resin canal overgrowth and formation of great resin ducts. The lignin accumulation was observed in inner bark and a large amount of callusing was detected between conductive and nonconductive phloem. Over the course of time, repairing of tissues occurred and the normal inner bark structure and chemistry (without lignin) were restored. The creeping fire of low intensity caused the maximal changes of phloem quantitative characteristics in trees with bark charring and these tendencies were stored after eight years. After creeping fire of high intensity the tendency for phloem thickening in trees with one fire scar and to thinning in strongly damaged trees were revealed. Also tendencies to decrease of the number of phloem annual layers, number of sieve cells in conductive phloem and ray frequency with increasing of stem injury degree were observed, besides axial parenchyma percentage trended to increase. Eight years after fire these tendencies were often not visible.

Keywords: Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), forest fires, phloem, ray and axial parenchyma, resin ducts, lignin, callosa, the Lower Angara river region, Krasnoyarsk Krai, Central Siberia.

How to cite: Stasova V. V., Zubareva O. N., Ivanova G. A. Anatomical Features of the Scots Pine Stem Phloem After Forest Fire // *Sibirskij Lesnoj Zurnal* (Siberian Journal of Forest Science). 2015. N. 1: 74–86 (in Russian with English abstract).